DAS

AUGE DES GROTTENOLMES

(PROTEUS ANGUINEUS).

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

DER

HOHEN PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT

DER

K. FRIEDRICH ALEXANDER-UNIVERSITÄT ZU ERLANGEN

VORGELEGT VON

KARL WILHELM SCHLAMPP.

LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN
1892.

(Separat-Abdruck aus: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. LIII. 4. Heft.)

Einleitung.

Keine Thatsache des anatomischen Baues der Thiere ist leichter verständlich als die Anwesenheit von Sinnesorganen, welche die Empfindung des Lichtes und die Vorstellung von der Außenwelt vermitteln. Es ist sehr auffällig, dass in der Thierreihe eine Anzahl von Beispielen gefunden wird, welche die Verkümmerung dieses wichtigen, für die ganze Existenz nöthigen Organs zeigen. Da augenlose Thiere entweder in dunklen Erdhöhlen oder parasitisch im Inneren anderer Thiere lebend gefunden werden, liegt die Erklärung nahe, die Abwesenheit des Sehorgans mit dem Lichtmangel in Beziehung zu setzen, und den Schwund des Auges als Anpassung des Organismus an die Lebensbedingungen zu betrachten. Das Vorkommen blinder Höhlenbewohner stützt so die Behauptung, dass die Dunkelheit das Auge zerstöre. An Thieren, die uns jetzt völlig blind, d. h. augenlos, entgegentreten, lässt sich der Weg, welchen die phylogenetische Verkümmerung eingeschlagen hat, nicht mehr entscheiden. Wichtiger sind solche Thiere, die in Höhlen leben und verkümmerte Augen besitzen, wie der Grottenolm.

Zum ersten Male wandte Rusconi (1) seine Aufmerksamkeit dem Sehorgane dieses Thieres zu in seiner 1819 zu Pavia erschienenen »Monografia del Proteo anguineo di Laurenti«. Er lieferte folgende Beschreibung des makroskopischen Befundes auszugsweise: »Die Augen sind ganz bedeckt von der Haut. Sie liegen, und man könnte sagen gleichsam begraben, zwischen dem vorderen Rande des Masseters und dem hinteren Rande des Nasenkanales. Sie sind klein und liegen nicht

in Augenhöhlen, weil der Proteus keine wahren Orbiten hat, sondern sind eingebettet in verschiedene Massen, gebildet von Venen und Nervenästen. Es sind weder Muskeln noch ein Opticus zu sehen. Die Sclerotica ist nicht weiß, sondern schwärzlich; über die Beschaffenheit der inneren Organe konnte nicht mehr angegeben werden, weil in Folge der Kleinheit des Auges es zu schwer ist, darüber mit Sicherheit zu sprechen.« Rusconi kann nur sagen, »dass ihm die Augen dieses Thieres sehr unvollkommen erschienen sind und vergleichbar mit den Augen der jüngsten Embryonen, welche als zwei schwarze Flecken durch die Haut schimmern«.

Die ersten mikroskopischen Untersuchungen stammen von Leydig (2), welcher die Abwesenheit einer Krystalllinse behauptete und aus diesem Befunde Veranlassung nahm, das Proteusauge mit dem rudimentären Sehorgan anderer Thiere in Vergleich zu bringen, so namentlich mit jenem von Talpa europaea, Amblyopsis spelaeus, Myxine und Caecilia. Bei allen diesen Thieren fand er jedoch eine Linse, welche aber nicht zur Entwicklung von Linsenfasern kommen konnte, sondern lediglich embryonalen Charakter beibehält, d. h. eine zellige Struktur besitzt. Nur beim Olme fehlt nach seiner Angabe auch diese Andeutung einer embryonalen Anlage. Außerdem machte er Angaben über die Sclerotica und Netzhaut, in welch letzterer er die Stäbchenschicht, auch im ganz frischen Auge, vollständig vermisste und die Retina lediglich als aus Kernen und Molecularmasse bestehend ansah.

Wiedersheim giebt in seinem Lehrbuche der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere lediglich an, dass Linse und Glaskörper vollständig fehlen. Eingehendere Mittheilungen über den histologischen Aufbau des Proteusauges besitzen wir von Semper (3), nach dessen Befunden dasselbe alle charakteristischen Theile enthält, die im annähernd embryonalen Stadium verharren, mit Ausnahme der Linse, von welcher jede Spur fehlen soll. In der beigegebenen Abbildung unterscheidet er eine Sclerotica, die dicken Zellschichten der Retina nebst Nervus opticus und eine kaum zusammenhängende Pigmentschicht der Netzhaut, welche nur aus einzelnen zerstreuten Pigmentzellen besteht; ferner bildet er ein Corpus ciliare retinae ab, dessen innere Theile an einander stoßen, weil die Linse fehlt. Das Augeninnere nimmt eine Kavität ein, welche Semper als »innere Augenhöhle, aber ohne Glaskörper« bezeichnet. Desfosses (4) geht weiter und differenzirt in drei Membranen: eine außen gelegene Sclerotica, eine Chorioidea und die Retina, die er in sieben Schichten eintheilt. Außerdem bespricht der Autor die histologischen Veränderungen, welche die Netzhaut in ihren vordersten Abschnitten in der Nähe des Augenpoles erfährt, indem sie sich zur

»region ciliaire de la rétine« umbildet. An der Linsenlosigkeit des Auges, welches er als auf dem Standpunkte der eingestülpten sekundären Augenblase persistirend ansieht, hält er eben so fest wie Hess (6), welcher sonst die positiven Befunde der vorausgehenden Beobachter so ziemlich bestätigt. Die Einzelheiten seiner Arbeit sollen im Verlaufe meiner Auseinandersetzungen berührt werden.

Hierzu kommen in neuester Zeit die beiden Mittheilungen von Kohl (12 und 13), von welchen die letztere erst nach Abschluss meiner Arbeit erschien.

Durch die Güte des Herrn Professor Dr. Selenka konnte ich eine größere Anzahl von Olmen verwenden, welche in Schwefel-Pikrinsäure oder Spiritus konservirt waren. Die Köpfe derselben wurden auf die gewöhnliche Weise in Schnittserien zerlegt, um Situationsbilder zu erhalten. Die Präparate, an welchen ich die feinere histologische Struktur studiren wollte, wurden vom lebenden Thiere durch Fixirung in 4 %iger Salpetersäure und Nachhärtung in Spiritus von steigender Koncentration oder durch Behandlung mit dem Hermann'schen Gemisch gewonnen. Letztere Methode, welche Hermann für das Studium der Spermatogenese empfohlen hat, lieferte mir auch für das Auge sehr deutliche und brauchbare Bilder. Sie wurde in der Weise geübt, dass die das Auge tragenden, dem frisch getödteten Proteus entnommenen Kopfstücke in eine Mischung von 15 g einer 1 %igen Platinchloridlösung, 2 g 2 %iger Osmiumsäure und 1 g Eisessig auf 24 Stunden eingelegt, dann eben so lang gewässert wurden, um hinterher durch steigende Spirituskoncentrationen durchgeführt und durch 12 Stunden langes Liegen in Holzessig reducirt zu werden.

Diese Untersuchungen wurden im zoologischen Institute der Friedrich Alexander-Universität zu Erlangen auf Anregung und unter den Augen des Herrn Professor Dr. Selenka gemacht, welcher mir erlauben möge, ihm auch an dieser Stelle für die von ihm erwiesene liebenswürdige Unterstützung bei meiner Arbeit und freundliche Aufnahme in seinem Institute meinen eben so ehrerbietigen wie herzlichen Dank erstatten zu dürfen.

Topographisches.

Das Proteusauge erscheint als ein symmetrisch im Kopfe gelagertes Organ, welches 6—8 mm vom vorderen Kopfende entfernt in einer seitlich gelagerten, der Kopfachse parallel verlaufenden und ganz seichten Furche liegt. Es wird von der Körperhaut überzogen und scheint als ein schwärzlicher Pigmentflecken etwa von der Größe eines schwachen Stecknadelkopfes durch dieselbe hindurch. Bei jugend-

lichen Individuen hebt es sich durch seine intensivere Farbe deutlicher ab als bei alten Thieren, wohl weil bei letzteren die Haut dicker und deren Gewebe undurchsichtiger wird. Betrachtet man diesen pigmentirten Augenfleck mit der gewöhnlichen Lupenvergrößerung, so wird derselbe zu einem etwa mohnkorngroßen Bläschen aufgelöst, welches von der Kugelgestalt in so fern etwas abweicht, als es in der Richtung der Augenachse (nämlich nach auf- und etwas auswärts) schwach verlängert erscheint. Doch ist die Richtung der Augenachse nicht stets die gleiche. Während der Augeninhalt sich vollständig aufhellen lässt, z. B. in Toluol, markirt sich die Kugeloberfläche als eine dunklere, pigmentirte Schale oder Hülle, deren Pigmentreichthum gegen den hinteren Augenpol zunimmt, wo er am bedeutendsten ist. Ja, in einzelnen Fällen kann das so weit gehen, dass ein Aussehen vorgetäuscht wird, als säße dem hinteren Augensegmente ein schwarzes Häubchen auf. Besondere Hilfs- oder Schutzapparate fehlen dem Auge; accessorische Organe, wie wir sie am Sehorgane der Vertebraten sonst regelmäßig vorfinden, sind auch nicht spurweise angelegt.

Querschnitte zeigen, dass der Augapfel — wie bei allen Amphibien — vollständig in Weichtheilen eingebettet liegt. Von der allgemeinen Körperdecke scheidet ihn eine durchschnittlich 0,04—0,07 mm dicke Bindegewebsschicht, welche die Fixation des Augapfels an die Cutis besorgt. Nasalwärts findet sich die Gehirnhöhle, allseits eingeschlossen durch eine dünne Knochenlamelle, welcher gegen den Bulbus zu eine breite, konvex vorspringende Schicht gestreifter Muskelbündel aufliegt.

Ventralwärts wird der Augapfel durch ein 0,05 mm breites Stratum dichten, reichlich mit Kernen versehenen Bindegewebes von der oberen Wand der Mundhöhle geschieden, die als eine schmale, auf- und lateralwärts ziehende Spalte in der Nähe des hinteren Augenpoles oder seitlich, temporalwärts vom Auge endet. So wird der Augapfel durch Vermittelung des Bindegewebes nach allen Richtungen an seine Umgebung festgeheftet und immobil gemacht.

Lateral und medial vom Auge und ganz dicht daneben treffen wir den Querschnitt je eines Nervenfaserbündels, die durchschnittenen Äste des hier vorüberziehenden fünften Gehirnnerven. Außerdem erkennt man zwischen hinterem Augenpole und der Mundhöhlenwandung in Bindegewebe eingebettet ein ziemlich bedeutendes quer getroffenes Blutgefäß.

Der Augapfel besitzt bei der Larve einen vom vorderen zum hinteren Pole gelegten Durchmesser von 0,27 mm und einen Äquatorialmesser von 0,24—0,26 mm, beim erwachsenen Thier von 0,46 mm,

resp. 0,38 mm, es verhält sich mithin der Längsmesser zum Äquatorialmesser wie 9 : 8.

Die schon bei Lupenbetrachtung auffallende Hülle lässt sich bei stärkerer Vergrößerung als eine gegen den Augeninhalt scharf abgegrenzte, ihn gleichmäßig umschließende, bindegewebige Membran differenziren — die Augenkapsel. Dieselbe stellt die der Sclera in den völlig entwickelten Augen der Vertebraten analoge Bildung dar, wenn auch ihre Stärke eine selbst relativ geringe, und ihre Textur im Vergleiche sehr einfach ist. Sie wird lediglich von einigen wenigen Bindegewebsfibrillen komponirt, welche sich aus umliegenden Mesodermzellen bildeten und den Augapfel an seiner Oberfläche umfassten.

Noch auffallender weicht der Inhalt des Bulbus z. B. von jenem des Salamanders oder Frosches ab. Wir würden vergeblich nach dem großen centralen Hohlraum für den Glaskörper suchen, um welchen sich die Augenhäute wie koncentrische Schalen bei anderen Thieren legen; und vermissen weiter alle Organe, die als brechende Medien im Auge wirken — vorläufig von der Linse abgesehen. Die Ausfüllung des Binnenraumes innerhalb der Kapsel ist eine solide und vollständige, der Inhalt repräsentirt sich als eine aus dicht gedrängt liegenden zelligen Elementen gebildete Kugel (Fig. 1). Durchschnitten zeigt sie nicht lediglich eine regellos gehäufte Summe von Kernen und Molecularmasse, wie Leydig annahm. Die Zellen gruppiren sich in bestimmter Weise, dass unschwer ihre Anordnung zur Netzhaut erkannt wird. Das innere kugelförmige Lager ist die nervöse Schicht, zwischen welche und die Augenkapsel schalenförmig die Pigmentschicht sich einlagert. Gegen den vorderen Augenpol verdickt sich diese letztere, sonst allerorts einreihige Zellschicht zu einem ringförmigen Wulste, dem noch näher zu beschreibenden Stratum ciliare retinae. So füllen die Elemente der Netzhaut den Raum innerhalb der Augenkapsel völlig und lückenlos aus und grenzen mit der Außenfläche nicht, wie eine Zeit lang angenommen, an die Augenkapsel. Zwischen Pigmentschicht der Netzhaut und die letztere eingelagert findet sich vielmehr das Chorioidealstratum; eine Gewebsschicht, welche alle zum Begriffe der Aderhaut erforderlichen morphologischen Bestandtheile — Bindegewebe, Pigment und Blutgefäße — besitzt.

Zu diesem Augapfelinhalte kommt noch, aber nur während einer gewissen Zeit, ein ektodermales Gewebe — die Linse. Sie fügt sich, gemäß ihrer Abschnürungsstelle vom inneren Blatte des Ektoderms, am vorderen Pole des Auges in dasselbe ein und liegt mit ihrer distalen Fläche der Augenkapsel direkt an. Alle weiteren Details sollen bei der Besprechung dieses Organs gegeben werden.

Augenkapsel.

Die äußere Hüllmembran des Augapfels wird durch eine häutige — der Sclera bei den übrigen Thieren entsprechende — sackartige Kapsel gebildet, welche am hinteren Augenpole der Sehnerv perforirt, bevor er in die retinalen Schichten einstrahlt. Die Oberfläche der Kapsel wird durch engmaschige Bindegewebsstraten befestigt, zwischen welche ab und zu Fettzellen in Form von Klümpchen eingestreut liegen. Dadurch erscheint jede Bewegungsmöglichkeit für den Augapfel völlig ausgeschlossen. Diese Umhüllungsmembran umgiebt in continuo den ganzen Augapfelinhalt und hat insbesondere in der Gegend des vorderen Augenpoles ganz genau dasselbe Aussehen und dieselbe Gewebsstruktur wie anderwärts; Andeutungen über eine Umwandlung in Hornhautgewebe an dieser Stelle habe ich nirgends gesehen. Sie wird vielmehr allerorts durch eine durchschnittlich etwa 0,007—0,012 mm breite Bindegewebsschicht gebildet, deren größte Dicke in die Gegend des hinteren Augenpoles bis gegen den Augenäquator fällt, von wo ab sie allmählich schwächer wird und in der Nähe des vorderen Augenpoles, also wo wir bei anderen Thieren die Hornhaut vorfinden, ihre dünnste Stelle besitzt. Stärkere Systeme lösen dieses bindegewebige Stratum in eine feine Längsstreifung auf und lassen eine leichte Wellung der einzelnen Faserzüge erkennen, zwischen welche langgestreckte, spindelförmige Kerne eingestreut liegen.

Daneben wird innerhalb der Augenkapsel noch eine andere Gewebsart angetroffen; das Vorkommen von Knorpelgewebe, in jüngster Zeit von Hess (l. c.) geleugnet, wurde schon von Leydig und Desfosses festgestellt. Leydig giebt in seiner Histologie des Menschen und der Thiere (p. 230) an: »In der Klasse der Amphibien ist die Sclerotica häufiger hyalinknorpelig, die Knorpelzellen fast ohne gekörnelten Inhalt und dicht stehend, so bei Fröschen .....; beim Proteus ist das hinterste Segment der Sclerotica hyalinknorpelig, die Zellen mit einigen Fettkügelchen neben dem Kerne, vorn besteht sie aus Bindegewebe.« Und Desfosses bestätigt diesen Befund Leydig's mit den Worten: »L'oeil est constitué..... 1° Par une membrane d'enveloppe externe; que l'on peut assimiler à la sclerotique et qui contient dans son epaisseur quelques noyaux cartilagineux.« Diese Angaben beider Autoren kann ich aus meinen Präparaten bestätigen und dahin erweitern, dass die Augenkapsel nicht eigentlich knorpelig wird, sondern lediglich eine Einlagerung von Knorpel zwischen die bindegewebigen Faserzüge an einzelnen Stellen erfolgt. Bei jüngeren Exemplaren tritt das Knorpel-

gewebe in Form nur einiger weniger Knorpelzellen auf, bei älteren Individuen wird es reichlicher und ist in Gestalt von Knorpelplättchen in die Gewebselemente der Augenkapsel eingestreut. Ihre gewöhnlichste Lage sind die Scleralsegmente in der Gegend des hinteren Augenpoles und des Augenäquators. Ein solches Plättchen lässt sich etwa durch sechs bis acht Schnitte der Serie hindurch verfolgen und ist zwei- bis dreimal so lang (0,08—0,15 mm) als breit (0,04—0,08 mm) und wendet seine innere konkave Fläche dem Augeninneren, seine äußere Konvexität der äußeren Scleralbegrenzung zu. Dabei erscheint es in der Weise in die Scleralkapsel eingefügt, dass deren zarte Bindegewebsfibrillen sich vor dem Plättchen in eine äußere und innere Faserlage theilen und dergestalt den Knorpel vollständig umfassen, welcher sich von seiner Umgebung scharf absetzt. Ein heller, scharf doppeltkontourirter Saum, der seine Berandung rings umzieht, ist als das Perichondrium aufzufassen, und dieses schließt die glasartige, völlig homogene Grundsubstanz ein, in welcher zahlreiche, zum Theil in Knorpelkapseln eingebettete, große, polymorphe und stark gekörnelte Zellen liegen. Solcher Knorpelzellen kann man in einem Plättchen 20 bis 30 zählen (Fig. 2). Außer den hyalinen Knorpelstücken konnte ich anderweitige Gewebselemente, wie sie in der Sclera der Vertebraten auftreten, als z. B. elastische Fasern, nicht finden; wohl aber reichen dort, wo Sclera und Chorioidea sich angrenzen, vom Pigmente der Aderhaut einzelne Körnchen in die innerste Faserlage herüber.

Chorioidea.

Die frühesten Untersucher thun in ihren Mittheilungen über den Bau des Augapfels der Aderhaut nicht Erwähnung, so dass wir keinen positiven Anhalt über ihre Kenntnis derselben haben. Desfosses spricht das erste Mal dem Proteusauge eine Chorioidea zu, in welcher er die histologischen Elemente wie bei den anderen Thieren vorfand. Er beschreibt sie folgendermaßen (l. c.): »L'oeil est constitué..... 2º Par la choroïde: cette membrane est formée par une trame celluleuse lâche, contenant des capillaires réduits à une simple couche epithéliale et un certain nombre des corps fibro-plastiques pigmentés; enfin une membrane anhiste limite sa face interne.« Kohl (Zool. Anzeiger Nr. 312, 313 u. 359) bestätigt die Anwesenheit der Aderhaut und berichtet über ihren Gehalt an Blutgefäßen mit den Worten: In dem von diesen beiden Pigmentschichten begrenzten Raume ist eine große Menge von Blutgefäßen anzutreffen. Dieselben sind zwar sehr klein, aber stets zweifellos als Blutgefäße zu erkennen.

Im Gegensatz zu ihnen setzte sich Hess, welcher auf Grund seiner Präparate das Vorkommen der Aderhaut als einer besonderen, sich deutlich von der Umgebung abgrenzenden Membran in seiner Mittheilung negirt: »In den inneren Partien dieser Gewebsschicht (nämlich dem einer Sclera entsprechenden bindegewebigen häutigen Sack) findet man ab und zu Pigment in wechselnder Menge in die langen Spindelzellen eingelagert, am hinteren Pole reichlicher als vorn; man muss in ihnen die Andeutung eines Chorioidealstratum sehen; von der gesonderten Entwicklung einer wirklichen Chorioidea, wie sie bisher allgemein beschrieben worden, kann — schon wegen des Fehlens jeglicher Gefäße — durchaus nicht die Rede sein; der auf den ersten Blick befremdliche Gefäßmangel wird weniger wunderbar erscheinen, wenn man bedenkt, dass der Durchmesser des Auges nur etwa 15—20mal den eines rothen Blutkörperchen des Thieres übertrifft,« und a. a. O. ergänzt er seine Mittheilung über die Augengefäße mit den Worten: »Das Innere des Auges ist so wie dessen Kapsel vollständig gefäßlos; ein kleines Gefäß zieht ventral zwischen Mundhöhle und Bulbuswand vorüber.«

Im Wirbelthierauge fallen der Aderhaut zweierlei Aufgaben zu; sie stellt durch ihren Reichthum an eingestreutem Pigmente eine Tapete dar, in ihrer Wirkung vergleichbar der inneren schwarzen Auskleidung einer Dunkelkammer. Und dann bildet sie die Einbettungsmasse für die Blutgefäße des Auges.

Das angeblich absolute Fehlen von Blutgefäßen im Proteusauge muss schon bei einfacher physiologischer Erwägung recht merkwürdig erscheinen. Die Retina ist im Verhältnis zur Größe des Bulbus sehr entwickelt und weicht in der Komplicirtheit der histologischen Struktur nicht auffällig, z. B. von der Netzhaut des Frosches ab.

Es muss bezweifelt werden, ob sie durch Lymphströme von außerhalb des Auges her quantitativ und qualitativ genügend ernährt werden kann; jedenfalls müssten die innerhalb der Lymphräume möglichen und häufig auftretenden Störungen und Stockungen die Ernährung der Membran ungünstig beeinflussen. Gerade bei den zarten nervösen Gewebselementen führt schon die geringste Änderung der Ernährungsweise zu schweren Störungen der vitalen Zellthätigkeit. Wir sehen desshalb, dass bei allen Thieren, deren Netzhaut die Blutgefäße gänzlich mangeln, oder die nur ein sehr spärliches und ungenügendes Netzhautgefäßsystem besitzen, wie z. B. beim Pferde, die Choriocapillaris mächtig entwickelt ist. Sie übernimmt in diesem Falle die Netzhauternährung, indem Diffusionsströme von dem dichten Kapillarnetze in die Netzhaut eindringen.

Ein gleiches Verhältnis finden wir auch hier vor. Das Auge des erwachsenen Proteus besitzt ein gesondertes, deutlich abgegrenztes Chorioidealstratum, und in demselben Blut führende Gefäße in kapillärer Anordnung.

An in Alkohol gehärteten Präparaten lassen sich diese Verhältnisse nicht gut studiren; Chorioidea und Pigmentepithel schrumpfen zu einem nicht weiter differenzirbaren Streifen zusammen. Sehr brauchbar dagegen fand ich die Fixirung in 4% iger Salpetersäure und Tinktion mit Eosin-Methylenblau.

Zwischen Pigmentepithel und Augenkapsel eingeschaltet, aber deutlich von ihnen abgegrenzt, sehen wir an diesen Präparaten eine Lage sehr feiner, nur mit starken Systemen deutlich erkennbarer Bindegewebsfasern, welche in ihrer Hauptrichtung parallel mit den Fasern der Augenkapsel verlaufen. Sie sind dicht mit feinsten Körnchen schwarzen Pigmentes beladen. Indem diese zarten Fibrillen nicht genau parallel unter einander angeordnet sind, sondern sich fortwährend unter sehr spitzen Winkeln kreuzen, entsteht ein enges Geflecht, welches feine Maschen unter sich lässt (Fig. 3). Also ein Bild, wie es in anderen Augen die Lamina fusca (Suprachorioidea) bietet. Besonders deutlich wird der maschige Bau an stellenweise leicht gezerrten oder gequetschten Schnitten, wo das Maschenwerk in Folge der Überdehnung einreißt und einzelne Fibrillen dann isolirt verlaufen (Fig. 4). Nach einwärts von diesem Flechtwerk, dessen Zwischenräume wohl als Lymphspalten aufzufassen sind, liegt das kapilläre Blutgefäßsystem. Die beiden Abbildungen (Fig. 3 und 4) zeigen uns durchschnittene Kapillaren, zum Theil leer und collabirt, anderentheils dicht angefüllt und vollgepfropft mit den großen scheibenförmigen Blutkörperchen. Letztere unterscheiden sich bei der gewählten Tinktionsmethode sehr scharf von der Umgebung durch ihren rosarothen Leib und den tiefblauen Kern. Die Kapillarenwandung wird aus platten, länglichen Kernen gebildet, welche gelegentlich zwischen den Pigmentkörnchen auftauchen. Von der Kapillarschicht nach einwärts liegen direkt die Zellen der Pigmentepithelschicht an.

Retina.

Die Netzhaut füllt beim reifen Proteus-Individuum, weil das Glaskörpergewebe fehlt, den ganzen Raum innerhalb der Augenkapsel aus. Dort lässt sie sich — entsprechend und in Übereinstimmung mit ihrer embryonalen Entwicklung aus der proximalen und distalen Wand der primären Augenblase — in die der Innenfläche des Chorioidealstratums direkt anliegende Pigmentschicht und die einwärts davon gelegene,

um Vieles breitere und komplicirter gebaute nervöse Schicht differenziren.

1) Die Pigmentschicht wurde schon frühzeitig gesehen und als ein der Netzhaut angehöriges Stratum aufgefasst. Semper giebt an, »die Pigmentschicht der Retina ist kaum zusammenhängend und besteht nur aus einzelnen zerstreuten Pigmentzellen«. Eingehender spricht sich Desfosses aus: »L'épithelium pigmenté rétinien est formé d'un seul rang de cellules, offrant un degré de pigmentation d'autant plus prononcé qu'elles sont plus approchées de l'entrée du nerf optique, et dépourvues de prolongements protoplasmiques, analogues à ceux des autres Vertèbrés; au pôle anterieur de l'oeil, elles deviennent plus serrées, s'allongent, et se continuent avec les cellules du feuillet réfléchi.« Hess fand lediglich »eine Pigmentepithelschicht in Gestalt länglicher Zellen von sehr verschiedenen Höhendimensionen, die in ziemlich unregelmäßiger Anordnung die innere Wand des Sackes austapezirt«.

Ihr charakteristisches Gepräge verleiht der äußeren, proximalen Netzhautschicht das reichlich darin vorhandene Pigment, welches am dichtesten in der Nähe der Durchtrittsstelle des Sehnervenstammes, also in der Gegend des hinteren Augenpoles angehäuft liegt. Nach vorn zu sich allmählich vermindernd verliert es sich jenseits des Augenäquators in der Nähe des vorderen Augenpoles gänzlich, so dass an dieser Stelle eine Pigmentlosigkeit der Gewebe besteht. Ein derartiger Mangel des Pigmentes gerade in dieser Gegend muss den Durchtritt von Lichtstrahlen zum nervösen Theile der Netzhaut ermöglichen und begünstigen, und es darf so diese Einrichtung in ihrer physiologischen Wirksamkeit mit der Pupille höherstehender Augen verglichen werden. Das Pigment wird gebildet aus amorphen, auch bei bedeutenderen Vergrößerungen noch sehr kleinen Körnchen von gelb-brauner oder, dort wo sie dicht gehäuft liegen, braun-schwarzer bis schwarzer Farbe. Innerhalb dieses zwischen nervöser Schicht und Aderhaut eingeschobenen Streifens treffen wir auf die zelligen Elemente: eine einfache, kontinuirliche Lage von Zellen mit ellipsoiden Kernen, welche mit ihrem Längsdurchmesser tangential zur Augapfeloberfläche gestellt sind. Den Zwischenraum zwischen je zwei Zellen füllt das Pigment aus, wobei die Pigmentkörnchen am dichtesten direkt um die Kerne herum liegen, während ihre Anhäufung im Intercellularraume eine viel weniger intensive ist, wodurch letztere Räume heller erscheinen. Daneben tritt das Pigment noch in der Weise zur nervösen Netzhautschicht in Beziehung, dass deren Endapparate in das Stratum pigmentosum eintauchen und so von Pigmentkörnchen umhüllt werden. Solchergestalt werden beide Schichten mit einander verbunden.

Nach vorn vom Augenäquator und etwa an der Grenze des Pigmentes, wo die vielmals breitere nervöse Netzhautpartie sich von der Augenkapsel abwendet und nach innen umbiegend in die Ganglienzellenschicht übergeht, verliert das Pigmentepithel den Charakter einer einschichtigen Zelllage. Die Zellen beginnen reichlicher neben einander aufzutreten und stehen hier nicht mehr tangential zur Bulbusoberfläche, sondern neigen sich mit ihrem Längsmesser allmählich der Augenachse zu (Fig. 5). Dadurch entsteht ein Zellenhaufen, welcher den dreieckigen Raum zwischen Augenkapsel und der Umbiegungsstelle der Nervenschicht ausfüllt, plastisch gedacht ein Zellring, dessen Mittelpunkt die Augenachse sein würde, auf der er senkrecht steht. Dass diese Zellmasse nicht, wie es auf Tangentialschnitten gelegentlich aussehen könnte, aus der nervösen Retinalschicht hervorgeht und einen Ausläufer derselben bildet, geht aus verschiedenen Erwägungen hervor. Einmal ist der Bandring auf Schnitten durch die Augenachse durch einen deutlichen spaltförmigen Raum von der nervösen Schicht getrennt, welche sich mit scharfer Grenzlinie gegen ihn absetzt und von einer Glaslamelle begrenzt wird. Dann besitzen die Zellen im Bande eine ganz andere Form als die Körner des Stratum nervosum, sie sind länger und schmäler, haben also mehr den Typus der Zellen der Pigmentschicht, gleich welchen sie sich auch etwas dunkler (Boraxkarmin) färben als die Körnerzellen. Endlich sieht man an einzelnen Präparaten, namentlich im Larvenauge, wo die Linse von der Zellenmasse umfasst wird, diese Zellen direkt aus jenen der Pigmentschicht hervorgehen.

Wie bei allen Wirbelthieren verdickt sich demnach auch beim Proteus der Augenbecherrand wulstig und lässt auf diese Weise ein Zelllager entstehen gleich dem, aus welchem sich bei den übrigen Amphibien unter Dazwischenwachsen von Mesodermzellen der Ciliarkörper und die Iris bilden. Dazu kommt es im Olmenauge aber nicht; der Ciliarkörper hätte keine Linse im Auge des erwachsenen Thieres mehr zu tragen und die Accommodation nicht zu besorgen, die Iris ist bei dem Mangel jeglicher brechender Medien obsolet. Wie das ganze Auge kommt auch der vordere Theil des Augenbecherrandes, den ich als Stratum ciliare retinae bezeichnete, in seiner Entwicklung nicht über den sekundären Augenbecher hinaus. Darin weicht es von der gleichen Bildung bei anderen Thieren ab, dass es lediglich aus der Pigmentschicht hervorgeht, während sonst beide Blätter der Retina zu seinem Zustandekommen beitragen.

2) Nach innen von der Pigmentschicht treffen wir auf die annäherungsweise kugelförmig gestaltete nervöse Schicht, welche ihrer

Hauptmasse nach zelliger Natur ist (Fig. 1). Ihre Zellmassen sieht man auf meridional und durch die Augenachse geführten Schnitten in koncentrischen Lagen verlaufen, welche distal vom Augenäquator konvergiren und schmäler werden und, noch bevor sie den Augenbecherrand erreicht haben, zu einer einzigen Schicht zusammenfließen. Dieses einreihige Zellenstratum biegt sich dort gegen die Augenachse zu um und verläuft in gerader Richtung nach rückwärts. Indem diese Umbiegung in allen Meridianen erfolgt, entsteht ein vom vorderen Augenpole in der Augenachse nach rückwärts verlaufender Zellstrang von cylindrischer Form, in dessen Achse die Fasern des Sehnerven eingebettet sind. Dieser Zellstrang reicht jedoch nicht so weit zurück, dass er die koncentrischen Zelllagen wieder erreichen oder berühren würde. Es ist vielmehr dicht um diesen Zellzapfen herum und den ganzen freien Raum zwischen ihn und den (Körner-) Zelllagen ausfüllend mit einem weiteren Gewebe umgeben, welches histologisch mit der grauen Hirnrinde die größte Ähnlichkeit besitzt — die granuläre Schicht der Netzhaut. Die Struktur der Proteusnetzhaut wird sofort verständlich, wenn wir uns die Retina eines anderen Vertebraten unter Ausschaltung des Glaskörpers, statt flächenhaft ausgebreitet, in der Sehachse zusammengelegt denken: Axial verlaufend treffen wir den Sehnerven, dessen äußerst feine Nervenfibrillen noch neben einander als Stamm verlaufen und fortwährend zarteste Fasern radiär nach allen Richtungen hin in die Netzhautkugel abgeben (Fig. 6). Direkt um die (erste) Schicht der Nervenfasern herum sehen wir die (zweite) Ganglienzellenschicht, von dieser auswärts die (dritte) granuläre Schicht; zwischen ihr und dem Pigmentepithel hat ihren Platz die sehr breite (vierte) Lage der Körnerzellen, nach außen von der Limitans externa begrenzt. Ihr sitzen (fünfte Schicht) die specifischen Endapparate der Netzhaut auf, an welchen eine Differenzirung in Stäbchen und Zapfen aber nicht möglich ist. Eine kleine, bikonvexe Cuticularbildung, welche den Körnern aufsitzt, hat die größte Ähnlichkeit mit einem frühen Stadium, welches wir in der Entwicklung der Netzhaut bei der Salamanderlarve treffen.

Linse.

Die Linse ist von allen bisherigen Untersuchern des Proteusauges vermisst worden, wie in der kurzen historischen Einleitung bereits dargethan wurde. Ein kleines, innerhalb des Auges vorhandenes Körperchen, welches Leydig ein einziges Mal sah, war ihm selbst zu wenig charakteristisch, als dass er diesen Befund mit Sicherheit als eine Linse zu deuten wagte. Er berichtet darüber (l. c.): »In der Regel fehlt die Linse, nur bei Einem Individuum konnte in der Augenflüssig-

keit ein Körper unterschieden werden, der wie eine runde, homogene und dabei feste Eiweißmasse sich ausnahm. Will man ihn als Linse ansprechen, so wäre er seiner Struktur losigkeit nach nur der Linse mancher niederer Thiere, z. B. jener der Schnecken zu vergleichen.« Der Mangel der Augenlinse war den Forschern so merkwürdig, dass sich alle ihre Mittheilungen hauptsächlich auf die Linse bezogen, resp. deren Fehlen konstatirten.

Schon eine oberflächliche Betrachtung des Sehorgans vom Olme lehrt, dass hier kein fertig entwickeltes Organ vorhanden ist, sondern dass ihm eine Anzahl von integrirenden Organtheilen gänzlich fehlt, ein anderer Theil wohl angelegt ist, ohne aber zu einem definitiven Abschluss bezüglich der Form und des histologischen Baues gelangt zu sein. Vergleicht man es morphologisch mit den Formstadien, die jedes Wirbelthierauge während seiner embryonalen Bildungsperiode durchzumachen hat, so lässt sich leicht und mit Sicherheit ein Stadium finden, auf welchem das embryonale Auge der Vertebraten die größte Ähnlichkeit in seinem Bau mit dem Proteusauge zeigt.

Namentlich die Betrachtung der Netzhaut liefert den Beweis für die Analogie mit dem sekundären Augenbecher, dessen Form das Proteusauge lebenslang beibehält. Es muss dasselbe dem zufolge, bis es die Becherform erreichte, alle vorausgehenden Zwischenstadien durchlaufen haben. Mit dieser Erkenntnis wird aber die allgemein bestätigte Abwesenheit der Linse im Olmenauge noch um Vieles unverständlicher.

Die Umwandlung des vom Vorderhirn gebildeten, hohlen primären Augenbläschens in den Augenbecher wird durch zwei Bildungsvorgänge gekennzeichnet: Die von der Seite und unten her erfolgende Einstülpung der distalen Wand des Bläschens und Anlagerung an das proximale Blatt, wodurch aus der früheren Kugelform die spätere des Bechers entsteht. Ungefähr zu gleicher Zeit schnürt sich vom inneren Blatte des Ektoderms die Linse als ein zuerst säckchen-, dann bläschenförmiger Körper ab und wächst in die Becheröffnung hinein. Von deren Rande wird die embryonale Linse in der Folge, wenn sie vom Ektoderm losgelöst ist, umfasst und in die innere Höhlung des Auges hineingezogen. Beide Vorgänge, der Bechereinstülpung und der Linsensprossung spielen sich konstant gleichzeitig zusammen ab, ohne dass die unwahrscheinliche Annahme einer mechanischen Wirkung des Linsenkörpers auf die Becherbildung nöthig wäre. Viel wahrscheinlicher geht der Anstoß von beiden Geweben aus, und das Ganze ist das Produkt einer specifischen Zellthätigkeit. Ein Vorgang ohne den anderen

ist bislang nicht denkbar gewesen. Demnach muss die Frage nach der Linse am embryonalen Proteusauge entschieden werden.

So wünschenswerth es gewesen wäre, das Sehorgan des Proteus von der allerersten Anlage durch alle weiteren Bildungsstufen zu verfolgen, so unmöglich ist es mir bedauerlicherweise, Eier mit ganz jungen Entwicklungsstadien zu erhalten. Dies erklärt sich durch den Umstand, dass der Proteus in der Gefangenschaft, wie Zeller und Fräulein v. Chauvin, die sich um seine Zucht besonders bemühten, angeben, nur nach langer Zeit und unter Berücksichtigung einer ganzen Reihe von Kautelen ausnahmsweise zur Paarung zu bringen ist. Die großen pigmentlosen Eier sind äußerst leicht verletzbar und gehen in der Regel kurze Zeit nach ihrer Ablage zu Grunde, oder die Embryonen werden nach Zeller's Ansicht von den alten Thieren aufgefressen.

Fehlt mir in meinem Materiale aus diesen Gründen das eigentliche embryonale Stadium, so bin ich doch durch die entgegenkommende Liebenswürdigkeit des Herrn Direktor Dr. Zeller in Winnenthal, für die ich ihm geziemenden Dank weiß, in den Besitz eines Larvenkopfes gelangt. Derselbe stammt von einer der beiden einzigen Larven, welche er bei seiner Züchtung erhielt.

Durch die sehr eingehende Arbeit von Schöbel über »die postembryonale Entwicklung des Auges von Amphibien« sind wir bezüglich der Entwicklung des Amphibienauges des Näheren belehrt worden, dass dasselbe mit Beendigung des Embryonallebens seine endliche Gestalt noch nicht erreicht hat. Es gilt als Gesetz für diese ganze Thierreihe, dass das Auge beim Übertritte in das Larvenstadium auf der Stufe des »Augenbechers« steht. Es war von vorn herein wahrscheinlich, dass, falls überhaupt zur Zeit der Einstülpung der Augenblase eine Linse sich formt und späterhin der Augenbecheröffnung entgegenwächst, diese Linse wenigstens zu Beginn des Larvenlebens noch auffindbar sein muss. Und das ist in der That der Fall. Die Linse ist im Auge der Proteuslarve vorhanden und kann andeutungsweise auch bei ganz kleinen, bis 10 und 12 cm langen erwachsenen Exemplaren noch angetroffen werden. Nur größeren und älteren Individuen fehlt sie vollständig.

1) Das Larvenauge. Die von mir untersuchte Larve stammt, wie oben schon erwähnt, von Zeller. Nach 90tägigem Eileben ausgeschlüpft, lebte sie noch gegen vier Wochen, wo sie wegen durch Futterthiere erlittener Verletzungen zu kränkeln begann und in Spiritus gesetzt werden musste. Über den makroskopischen Befund des Auges schreibt Zeller (l. c.): »Schon sehr frühzeitig begann bei meinen Em-

bryonen unter dem Einfluss des Lichtes (die Eier waren dem diffusen Tageslichte ausgesetzt) eine Pigmentirung der Haut, aber erst gegen Ende der zwölften Woche (also wenige Tage vor dem Übertritte in das Larvenstadium) ließ sich die erste Anlage der Augen auffinden in Form einer dünnen und noch wie verwaschen aussehenden, einen nach unten offenen Halbkreis bildenden Linie von hellgrauer Farbe. Diese Linie wird in der Folge schärfer und dunkler, und ihre Enden wachsen nach unten weiter und gegen einander, während zugleich auch ein Fortschreiten der Pigmentablagerung nach einwärts stattfindet, so dass zuletzt die Rundung geschlossen und ausgefüllt erscheint bis auf die eben erwähnte, vom unteren Umfange ausgehende und bis zur Mitte eindringende schmale Spalte.«

Auf Meridionalschnitten durch das Larvenauge (Fig. 7) finden wir die Linse an der charakteristischen Stelle, welche sie nach ihrer Abschnürung und Ablösung von der inneren Schicht des Ektoderms regelmäßig einnimmt. Sie zeigt sich innerhalb des geschlossenen Augenbechers an seinem distalen Pole, der Innenfläche der Augenkapsel direkt anliegend; diese ist durch zwischen Ektoderm und Augenbecher geschobene Mesodermzüge ziemlich frühzeitig entstanden. Wie eine Kombination von Vertikal- und Horizontalschnitten ergiebt, stellt die Linse eine aus Epithelzellen gebildete, solide Kugel dar, welche an ihrer Oberfläche durch eine scharf kontourirte, glashelle und sehr zarte Hülle begrenzt ist. Während sie mit ihrem distalen Pole der Innenfläche der Augenkapsel unmittelbar anliegt, wird sie seitlich ringsum vom Stratum ciliare retinae umfasst, jenem ringförmigen, aus der Fortsetzung der Pigmentschicht entstandenem zelligen Wulste, der sie so in der Lage erhält. Mit ihrem hinteren Pole grenzt die Linse an die Oberfläche der Retina, resp. an die nervöse Schicht derselben, welche sich an dieser Stelle umbiegt in die Ganglienzellenschicht. Der Durchmesser des ganzen Organs beträgt etwa 0,085 mm. Eine besondere typische Anordnung der Zellen innerhalb der Linse konnte ich nicht erkennen; lediglich auf einigen Schnitten konnte es den Anschein erwecken, als ob gegen die Oberfläche der distalen Linsenhälfte zu die Epithelien der äußersten Lage radiär zum Linsencentrum gestellt wären, das aber gleichfalls durch keine histologischen Besonderheiten ausgezeichnet ist. Die übrigen Epithelzellen besitzen eine annäherungsweise kubische Gestalt mit durch gegenseitigen Druck mannigfach entstandenen Abplattungen. Der Durchmesser der einzelnen Zellen schwankt zwischen 0,007 und 0,012 mm. Die Kapsel, welche die Linse überzieht, repräsentirt sich, wie schon kurz erwähnt, als eine sehr feine, scharf kontourirte Membran von homogener Struktur, in welcher

nirgends Andeutungen etwa früher vorhanden gewesener Kerne zu finden sind. Studien am Kerngerüste der Epithelien, die angezeigt gewesen wären, ließen sich in Folge der Konservirungsart nicht mehr ausführen.

2) Das Auge des erwachsenen, bis 10 oder 12 cm langen Proteus. Während im Augeninhalte des jungen, aber erwachsenen Proteus eine weitere Differenzirung nicht erfolgt ist, hat die Linse bereits eine Rückbildung erfahren, die sich als eine Verkleinerung des Gesammtumfanges und eine Abnahme der zelligen Elemente zu erkennen giebt. Sie besitzt noch Kugelform und die Lage der embryonalen Linse, besteht aber auf dem durch ihr Centrum gelegten Durchschnitte lediglich noch aus sieben bis acht durch die Glaslamelle zusammengehaltenen Epithelzellen; von diesen haben die zwei oder drei central gelegenen rundliche Form, die übrigen um sie herum gelagerten Epithelien sind sichelförmig und kehren ihre Konkavität dem Centrum zu (Fig. 1). Der leere Raum, welcher durch die Schrumpfung der Linse entstehen müsste, zwischen dieser und dem Stratum ciliare retinae, wird durch zelliges Wachsthum und Vorrücken des letzteren ausgeglichen.

Hauttheil der Augengegend.

Die allgemeine Decke überzieht auch jene Gegend des Kopfes, in welcher das Auge liegt und dieses selbst vollkommen, ohne eine Lücke oder Spalte zum freien Durchtritte der Lichtstrahlen zu lassen. Die völlig pigmentlose Haut ist von jener der übrigen Amphibien in ihrem histiologischen Aufbau, wie ihn besonders Leydig (10) und Pfitzner (11) eingehend beschrieben haben, nicht verschieden. Sie scheidet sich in zwei über einander gelegene Strata, die Cutis und die Epidermis, wozu noch ein äußerst spärliches, subcutanes Bindegewebe kommt. Deren tiefere Schicht, die Cutis, stellt eine etwa 0,045 mm breite, aus feinen und meist parallel laufenden Bindegewebsfibrillen gebildete Faserlage mit zahlreich eingestreuten Kernen dar, in welche eine Anzahl von Drüsentäschchen sich einsenken. Die Epidermis als obere Schicht baut sich aus großen, kernhaltigen Epithelzellen auf, welche in vier bis fünf aber nicht immer scharf abgrenzbaren Lagen über einander gehäuft sind. Die Form der einzelnen Epithelzellen ist verschieden nach der Lage, welcher sie angehört in der Weise, dass sie in der untersten Lage einen cylindrischen Bau und demgemäß schmale und in die Höhe strebende Kerne besitzt, gegen die mittleren Lagen polygonal mit rundlichen Kernen wird, während in den oberflächlichsten Schichten ihr Breitendurchmesser zu Ungunsten des Höhendurchmessers

erheblich wächst, wie beim Pflasterepithel. Nach der Außenwelt hin bildet eine den Zellen der obersten Lage aufsitzende, ziemlich breite Cuticula den Abschluss. So weit kann die Epidermis, wie sie die Augengegend überkleidet, von der anderer Körperstellen nicht unterschieden werden.

Außer diesen Epithelzellen finden sich in der Amphibienepidermis noch anderweitige, auffällig große und in die Augen springende Gebilde, die von Leydig erstmalig beschrieben und als Schleimzellen benannt wurden. Sie fehlen weder dem Larvenstadium des Proteus, noch dem ausgewachsenen Thiere und lassen sich in jedem Lebensalter finden. Ihre bedeutende Größe wie ihr Zellinhalt geben diesen Leydig-schen Zellen ein so besonderes Gepräge, dass sie sich von allen übrigen Epidermiszellen, inmitten deren sie liegen, außerordentlich deutlich unterscheiden. Sie um das Drei- bis Vierfache an Umfang übertreffend, besitzen sie einen Breitendurchmesser von ungefähr 0,045 mm gegenüber dem bedeutenderen Höhendurchmesser von 0,055—0,06 mm, mit welch letzterem sie senkrecht zur Hautoberfläche gestellt sind. Ihre Lage ist eine regelmäßige und stets dieselbe zwischen den Epithelzellen der mittleren Schichten der Epidermis; diese weichen seitlich aus einander und bilden eine Lücke, in welche die elliptische oder ovale Schleimzelle eingelassen ist. Distal und proximal geht die äußerste plattenförmige und die innerste cylindrische epidermoidale Zellschicht über die Schleimzelle hinweg. Diese setzt sich mit einer sehr scharf doppelt kontourirten, überall gleich dicken Hülle gegen ihre Umgebung ab. Die weniger als eine Membran, denn als an der Oberfläche der Zelle verdichtetes Protoplasma aufzufassende Grenzschicht umschließt den auffallend hellen und im Vergleiche zu den umliegenden Epithelzellen sehr stark lichtbrechenden Zellleib. Er erscheint bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen äußerst feinkörnig geronnen und verhält sich Färbungsversuchen gegenüber negativ; lediglich durch Einlegen in Nigrosinlösung konnte eine Tinktion des Protoplasmas erzielt werden und schwärzte sich dasselbe schon nach ganz kurzer Zeit. Der sich mit Boraxkarmin lebhaft färbende Kern liegt entweder in der Mitte des Protoplasmas, oder er ist nach dem unteren Pole der Schleimzelle, oft bis ganz nahe an die Zellgrenze gerückt. Mehr Aufschluss bezüglich der feineren Struktur und damit gleichzeitig über die physiologische Bedeutung dieser Oberhautgebilde konnte ich von meinen Spirituspräparaten nicht verlangen. Jedenfalls sah ich nichts, welches gegen die Annahme Fritzner's gesprochen hätte, diese sog. Schleimzellen als Sekretionsorgane zu deuten.

Auch die Epidermis jenes Hauttheiles, welcher das Auge über-

deckt, enthält solche Leydig'sche Zellen von gleicher histiologischer Beschaffenheit. Dabei ist in dieser Region ihre Anzahl eine so überraschend große und ihre Gruppirung eine so merkwürdige, dass dem Beobachter dieser Umstand sofort auffallen muss. Während in der Haut aller übrigen Körperpartien die Schleimzellen vereinzelt und zerstreut auftreten und durch bedeutende Epithelmassen von einander geschieden sind, besitzen sie hier eine ganz typische Anordnung. Sie erscheinen über dem Auge in der Vielzahl, etwa zehn bis fünfzehn im Schnitte und rücken so nahe zusammen, dass in den mittleren epidermoidalen Lagen die Epithelien völlig verdrängt werden. In Folge dessen berühren sich die wie perlschnurartig an einander gereihten Leydig'schen Zellen in der Gegend ihrer größten Breite. Fig. 8. Nur von der über das Schleimzellenlager hinwegziehenden proximalen und distalen einzelligen Epithelschicht werden Ausläufer zur Ausfüllung des Raumes zwischen den polaren Segmenten der Leydig'schen Zellen hineingeschickt. Und dieses Verhalten ist so bezeichnend, dass ich auf irgend einem kopfserienschnitte allein aus der Betrachtung der Epidermis die Hautstelle über dem Auge auffinden konnte. Weil aber Vertical- und Horizontalschnitte durch die Augengegend das gleiche Bild geben, so lässt sich der Schluss ziehen, dass über dem Auge eine Hautplatte existirt, deren Epidermis die Schleimzellen zu einem **zusammenhängenden Stratum** vereinigt, und so ein besonderes Organ gebildet wird. Diese auffallende Thatsache konnte ich nicht bloß an einem oder zwei, sondern an einer Reihe von Proteusköpfen verfolgen.

Diese Anhäufung und eigenartige Aneinanderlagerung der Schleimzellen muss einen besonderen Zweck haben! Die beiden hauptsächlichsten Eigenschaften des Zellleibes sind sein auffallend starkes **Lichtbrechungsvermögen** und seine **Zellturgidität**. Es werden durch die Leydig'schen Zellen Lichtstrahlen leichter durchtreten können, als durch das geschichtete Lager von viel weniger durchscheinenden Epithelien. Die Passage von Licht durch die Haut wird da am wenigsten behindert sein, wo die meisten dieser hellen Zellen vorhanden sind. So glaube ich, dass dieses Organ, welches ich **saccesserische Hornhaut der Epidermis** benennen will, dazu bestimmt sei, die lichtmindernde Wirkung der Haut einigermaßen zu kompensiren. Wir hatten es dieser meiner Ansicht nach mit einem Funktionswechsel zu thun, der in der ganzen Thierreihe gar nicht selten vorkommt, indem sich ein Organ unter Beibehaltung seiner anatomischen Charaktere zu anderen physiologischen Leistungen bereit findet.

Rückblickende Betrachtungen.

Die Ergebnisse der vorstehenden Untersuchungen lassen sich kurz folgendermaßen zusammenfassen:

1) Das Sehorgan von Proteus anguineus erfährt die erste Anlage wie jedes Wirbelthierauge; es entwickelt sich aber nicht fort bis zum fertigen Augapfel, sondern bleibt auf einer gewissen Morphe der embryonalen Bildung stehen und behält lebenslang die Gestalt des »sekundären Augenbechers« bei.

2) Die beiden Blätter des Augenbechers folgen dem allgemeinen Bildungsgesetze; sie entwickeln sich zur Netzhaut, indem das proximale Blatt zur Pigmentschicht, das distale zur nervösen Schicht wird. Die Retina breitet sich, Mangels des centralen Glaskörperraumes, nicht flächenhaft aus, sondern wird eine solide Kugel, welche axial vom Sehnerven durchzogen wird. In ihrem histiologischen Baue weicht sie nicht wesentlich von der Netzhaut der Amphibien ab, die Endapparate erreichen aber die endgültige Form nicht, wie z. B. beim Salamander, sondern bleiben auf der Bildungsstufe seiner Larve stehen. Am Augenbecherrande bildet die Retina ein Stratum ciliare; Mesodermmassen wachsen nicht in dasselbe ein, und dadurch kommt eine höhere Entwicklung und Differenzirung dieser Gegend in Ciliarkörper und Iris nicht zu Stande.

3) Umhüllt wird die kugelige Retina durch zwei in Folge Differenzirung der umliegenden Mesodermschichten entstandene Membranen: die bindegewebige Augenkapsel und die fibröse, pigmentirte und kapilläre Blutgefäße führende Chorioidea. Die bindegewebige, zum Theil durch Knorpelplatten verstärkte Skleralhülle umspannt den Augapfel in seiner ganzen Cirkumferenz, die Aderhaut reicht nur bis in die Nähe des Stratum ciliare retinae, ohne sich an dessen Aufbau zu betheiligen.

4) Brechende Medien (Hornhaut, Augenkammer, Linse und Glaskörper) fehlen dem Auge des erwachsenen Thieres vollständig. Die Linse wird gleichzeitig mit der Einstülpung der primären Augenblase angelegt, wächst in den sekundären Augenbecher hinein, wo sie bei der Larve noch in der Gegend des vorderen Augenpoles zu finden ist. Sie kommt aber über die zellige Struktur der embryonalen Linse nicht hinaus, erleidet vielmehr durch Nichtgebrauch alsbald eine Rückbildung, so dass sie bei ganz jungen Thieren an Größe und Zellmasse schonbedeutend reducirt ist, im späteren Leben aber resorbirt wird und spurlos verschwindet. Andeutungen über die Entwicklung des Glaskörpers bietet auch das Larvenauge nicht.

5) In dem Hauttheil über dem Auge entsteht durch räumliche Admassirung der Leydig'schen Zellen ein besonderes Organ, von dem ich annehmen zu dürfen glaube, dass es den Durchtritt der Lichtstrahlen durch die Haut günstig beeinflusst.

München, im Juli 1891.

Litteratur.

1. Rusconi, Del Proteo anguineo di Laurenti. Monografia. Pavia 1819. p. 92.
2. Leydig, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857. p. 241.
3. Semper, Die natürlichen Existenzbedingungen der Thiere. Internat. wissensch. Bibliothek. Bd. XXXIX. 1880. p. 95—97.
4. Desfosses, De l'oeil du Protée. Compt. rendus. Tome XCIV. Janv. — Juin 1882. p. 1729—1731.
5. Krause, Die Nervenendigung in der Retina. Archiv für mikr. Anat. Bd. XII. p. 758—761 und Archiv f. Ophthalm. Bd. XXI.
6. Hess, Beschreibung des Auges von Talpa europaea und von Proteus anguineus. Archiv f. Ophthalmologie. Bd. XXXV. 1.
7. Zeller, Über die Fortpflanzung von Proteus anguineus und seine Larve. Jahreshefte des Vereins f. vaterl. Naturkunde in Württemberg. 1889.
8. Frl. v. Chauvin, Die Art der Fortpflanzung des Proteus anguineus. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXXVIII. p. 679.
9. Schöbel, Zur postembryonalen Entwicklung des Auges der Amphibien. Inaug.-Dissert. Jena 1890.
10. Leydig, Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
11. Pfitzner, Die Epidermis der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880.
12. C. Kohl, Einige Notizen über das Auge von Talpa europaea und Proteus anguineus. Zool. Anzeiger. Nr. 312 u. 313. 1889.
13. C. Kohl, Vorläufige Mittheilung über das Auge von Proteus anguineus. Zool. Anzeiger. Nr. 359. 1891.
14. K. W. Schlampp, Die Augenlinse des Proteus anguineus. Biol. Centralbl. Nr. 2. 15. Febr. 1891.

Die zu dieser Arbeit gehörende **Tafel XXI** nebst **Erklärung** befindet sich in »Zeitschrift f. wiss. Zoologie« LIII. Bd. 4. Heft.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.